

## UN NOUVEAU PAROXYCLAENIDÉ DE L'ÉOCÈNE D'ESPAGNE

Par M. CRUSAFONT-PAIRO <sup>1</sup> et D. E. RUSSELL <sup>2</sup>

DÉCOUVERTE. — Les pièces qui font l'objet de la présente note furent découvertes par l'un de nous (M. C. P.), en compagnie de son adjointe, Mademoiselle GOLPE, au printemps de 1966<sup>3</sup>. Elles se trouvaient dans une poche, qui contenait aussi des restes appartenant à trois autres espèces, d'ailleurs mal représentées, si mal que ces restes sont insuffisants pour permettre une détermination précise : un ensemble d'ossements d'un jeune individu, associé à un morceau de mandibule, fait penser à un Carnivore, voire à un Créodonte ; une moitié linguale de dent supérieure semble avoir appartenu à un petit Hyaenodontidé ou à un Insectivore ; enfin quelques fragments de mâchoire sont d'un troisième animal. De cet ensemble donc, nous avons pu séparer les dents que nous étudions ici, et que, presque sans réserve, nous considérons comme un tout homogène.

STRATIGRAPHIE ET AGE. — L'endroit de la découverte, nommé par son autcur (M. C. P.) le Barranc de Forals, se trouve à la base de la série continentale (dont CAREZ avait déjà soupçonné l'existence il y a presque un siècle, mais sans preuve paléontologique) qui couronne la formation de l'Éocène marin (Ilerdien), lui-même surmontant toujours le Garumnien de la zone préaxiale catalane, dans la région de la Sierra de Montllobar (Bassin de Tremp).

Il y a déjà longtemps que l'un de nous avec ses collaborateurs <sup>4</sup> a signalé pour la première fois la présence de Mammifères fossiles en ce point (lui-même premier gisement de tout le complexe préaxial paléocène-éocène). Pendant longtemps nous avons considéré d'une façon générale que cet ensemble continental, embrassant à peu près les 400 m de puissance entre les deux Noguera, appartenait au Lutétien. Ces dernières années, pourtant, nous avons soupçonné que les niveaux les plus inférieurs, d'où provient la forme décrite ici, dataient du Cuisien. Ce soupçon fut confirmé par la découverte (M. C. P.), entre la base de cette série continentale et les niveaux marins supérieurs (à *Ostraea multicos-tata*), d'une petite faune saumâtre avec *Batillaria supracincta* Kossmann,

1. Professeur à l'Université de Barcelone (Espagne).

2. De l'Institut de Paléontologie, Paris.

3. Cependant la M/2 droite et la pointe des canines inférieures furent trouvées un an plus tard, au même endroit.

4. CRUSAFONT 1957, 1961, 1962 ; CRUSAFONT et TRUYOLS 1964 ; CRUSAFONT et VILLALTA 1954, 1955 ; CRUSAFONT, VILLALTA et TRUYOLS 1954, 1956.

*Tympanotonus montsecanus* (Vidal), *Potamides* (*Tychopotamides*) aff. *cinctus* (Lamarck), faune qui peut être attribuée au Cuisien. En ce même endroit géographique et stratigraphique fut trouvée la nouvelle espèce de *Phenacodus* décrite par l'un de nous (CRUSAFONT 1956). Celle-ci, et celle décrite ici, sont pour l'instant les deux seules espèces bien déterminées en provenance de ces couches, très probablement cuisienues. Tout le reste doit être attribué au Lutétien, mais la coupure n'a pu être encore établie rigoureusement. Des deux autres Phénacodontidés découverts à Montllobar, l'un, *Almogaver condali* Crusafont et Villalta, a été trouvé à proximité, tandis que l'autre, *Phenacodus* cfr. *teihardi* Simpson, provient des niveaux plus élevés dans la série. Nous avons attribué le reste de la série continentale au Lutétien sans discrimination zonale, parce que les trouvailles sont très parsemées et ne permettent pas de déceler des divisions étroites. L'ensemble de la faune provenant de ces niveaux plus élevés est le suivant :

*Paramys* sp.  
*Almogaver condali* Crusafont et Villalta  
*Phenacodus* cfr. *teihardi* Simpson  
*Lophiodon* cfr. *leptorhynchus* Dépéret (inédit.)  
*Lophiodon* sp. (de grande taille, inédit.)  
*Lophiaspis occitanicus* (Cuvier)  
*Chasmotherium minimum* (Fischer)  
*Anchilophus depereti* Stehlin  
*Anchilophus* sp.  
*Dacritherium* sp.  
*Haplobunodon solodurensis* Stehlin  
*Trionyx* sp.  
Cheloniens indet.  
? *Arambourgia*  
Crocodyliens indet.

Nous (M. C. P.) avons poursuivi, avec nos collaborateurs du Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Barcelone<sup>1</sup>, les explorations dans la zone préaxiale, et nous avons pu délimiter, dans les divers bassins (Noguera Ribagorzana, Ager, Isbáena, Esera, Cinca) et grâce à la découverte de très nombreux gisements fossilifères, le contact entre les séries marines<sup>2</sup> et les formations continentales ; partout les premières couches continentales semblent être un peu plus modernes qu'à Montllobar. A remarquer qu'au bassin d'Ager la forme *Tympanotonus montsecanus* (Vidal) se retrouve dans les couches saumâtres, lesquelles sont encore séparées par un hiatus assez puissant des couches fossilifères du continental, daté ici comme du Lutétien moyen-supérieur (zone d'Issel ou, au plus, passage à celle de Castres (CRUSAFONT et ROSSELL, 1966).

Il nous reste à suivre les couches cuisienues de Montllobar tout au

1. Ces travaux ont pu être réalisés (en Espagne) grâce à l'aide octroyée à la Chaire de Paléontologie par le Ministère de Educación y Ciencia (Education Nationale) à la Recherche Scientifique (F.I.U.).

2. Étudiées stratigraphiquement et paléontologiquement par M. M. de RENZI et CLAVELL, nos élèves à Barcelone (Mollusques et Macro-Foraminifères, respectivement).

long de la Sierra, car, comme on le voit, il s'agit d'un niveau d'un grand intérêt paléomammalogique.

Toutes ces formations sont recouvertes en discordance par les poulingues post-orogéniques datés à leur base comme du Ludien d'après la faune de Mammifères trouvée à SOSIS (CRUSAFONT 1965 ; CRUSAFONT, HARTENBERGER et THALER 1963 ; THALER 1965).

TAXONOMIE. — VAN VALEN (1965) proposa une diagnose des Paroxyclaenidae Weitzel, et, discutant leurs affinités, les rapporta — avec quelque doute — aux Insectivores. Dans cette famille il inclut six genres, dont cinq proviennent de l'Éocène ou de l'Oligocène d'Europe :

*Kochictis*, de l'Oligocène tardif de Roumanie ou de Hongrie ;

*Paroxyclaenus*, de l'Éocène supposé tardif de France ;

*Kopidodon* et *Pugioidens*, de l'Éocène moyen d'Allemagne ;

*Russellites*, de Suisse, également de l'Éocène moyen,

et *Dulcidon*, forme assez aberrante connue par une seule dent provenant des dépôts éocènes moyens du Pakistan.

Les membres de ce groupe sont toujours rares dans les faunes ; on ne connaît d'ailleurs qu'une seule espèce pour chaque genre, et chaque espèce n'est connue que par 1 ou 2 individus. Le nouveau genre décrit ici, de l'Éocène tardif d'Espagne, constitue une addition d'un intérêt considérable ; il montre des caractères qui, étant donné son statut de membre le plus ancien du groupe, pourraient être considérés comme primitifs. En se fondant sur ce nouveau matériel on peut espérer formuler un concept plus précis de la morphologie des ancêtres de ce groupe.

### **Spaniella**, n. gen.<sup>1</sup>.

Type et seule espèce connue : *Spaniella carezi*<sup>2</sup>.

Spécimen-type : une molaire supérieure droite, probablement M2/  
Tr. Mont. For. 1.

Spécimens rapportés à cette espèce : 2 autres molaires supérieures, 1 prémolaire supérieure (?), 1 incisive, 3 canines, 3 prémolaires inférieures et 3 molaires inférieures. Bien qu'actuellement isolées, ces dents furent trouvées avec le type et représentent très probablement un seul individu. Numéros de catalogue : Tr. Mont. For. 2 — 15 ; Instituto Provincial de Paleontologia, Sabadell (Espagne).

DIAGNOSE. — M2/ supérieure subrectangulaire ; côté lingual de la dent plus large antéro-postérieurement que dans les autres genres (à l'exception peut-être de *Kochictis*, où cette dent est inconnue) ; bord labial approximativement parallèle à l'axe antéro-postérieur passant par les paracône-métacône ; faible indentation du bord labial située légèrement en avant de la ligne médiane transversale de la dent ; paracône plus haut que le métacône, par ailleurs aussi renflé et non très aigu ; métaconule placé plus lingualement que le paraconule.

1. *Spaniella* : Span, par allusion à l'Espagne ; *ella* (L.) diminutif.

2. *carezi* : en l'honneur de Monsieur L. CAREZ, géologue, qui fut un des premiers à étudier ces couches éocènes pré-pyrénéennes et à y soupçonner l'existence de niveaux continentaux.

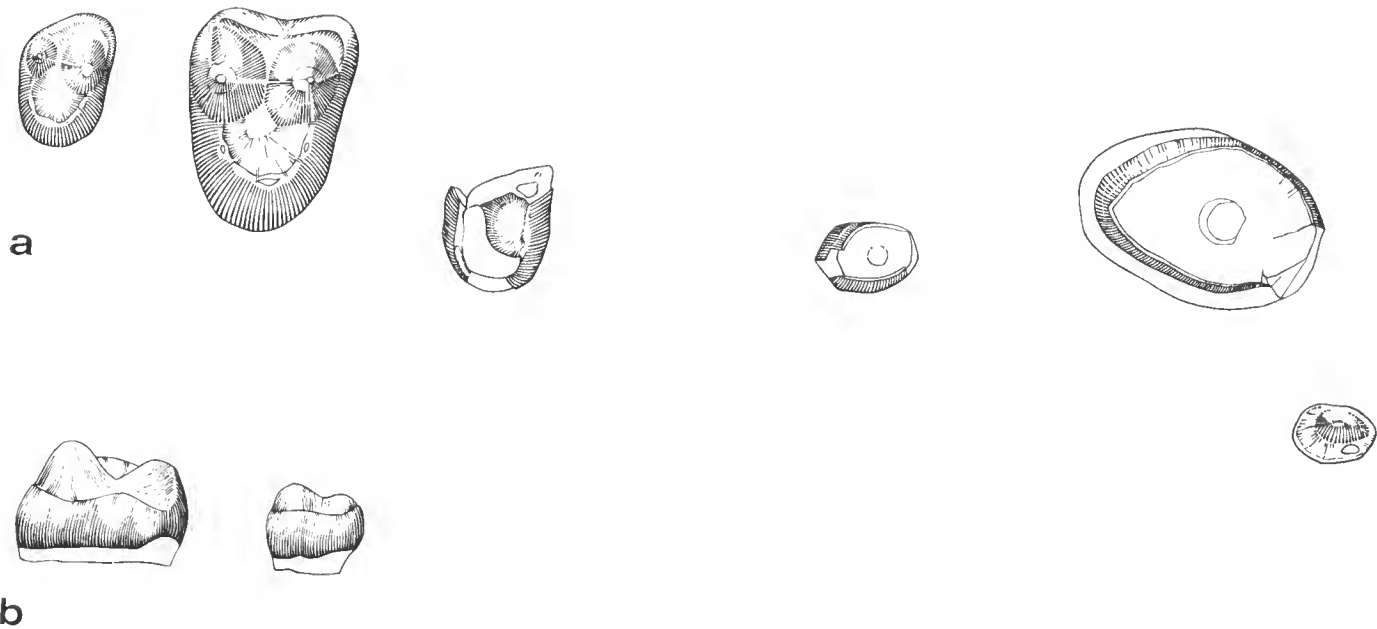


FIG. 1. — *Spaniella carezi*.

a) denture supérieure droite avec I3/, la canine, ? P1/, M1/ — M3/, (vue occlusale) ; b) M2/ — M3/, (vue labiale). × 5.

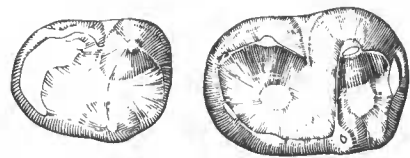
Les dessins de cet article sont l'œuvre de M<sup>me</sup> F. PILARD, de l'Institut de Paléontologie du Muséum.

Caractères diagnostiques complémentaires tirés des autres spécimens : M3/ supérieure pourvue d'un métacône distinct ; paraconide des molaires inférieures situé lingualement.

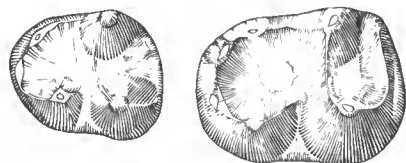
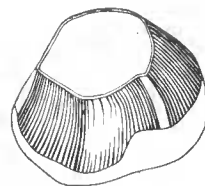
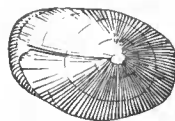
Dimensions :	longueur maximale	largeur maximale
Canine supérieure droite .....	6.2	4.1 mm
(?) P1/ supérieure droite .....	2.3	1.8
M2/ supérieure droite .....	4.4	6.0
M3/ supérieure droite .....	2.4	3.6
Canine inférieure gauche.....	5.1	3.6
Canine inférieure droite.....	5.2	3.6
P/2 inférieure droite .....	4.1	2.5
P/3 inférieure gauche.....	4.5	3.0
P/3 inférieure droite .....	4.5	3.0
M/2 inférieure gauche .....	5.4	4.0
M/2 inférieure droite.....	5.5	4.0
M/3 inférieure gauche .....	4.3	3.2
M/3 inférieure droite.....	4.2	3.2

DESCRIPTION. — Une seule incisive fut trouvée ; il s'agit probablement d'une I3/ supérieure droite. La couronne présente un contour horizontal ovale, avec son tubercule principal situé antéro-latéralement ; médialement, un méplat à bord arrondi suit la base de la couronne et forme à l'arrière une esquisse de cuvette. On a retrouvé 3 canines, dont 2 sont probablement des canines inférieures : elles sont notablement plus petites que la supérieure. Elles montrent, du côté antéro-médian, un sillon vertical peu profond ; aucune trace d'un tel sillon n'est visible labialement. En section le contour antérieur est arrondi, le contour postérieur marqué par une crête aiguë. De la grande canine supérieure droite, une très faible partie de la couronne est conservée ; on n'y trouve aucune indication certaine de sillon, mais une légère dépression de l'émail à l'angle antéro-médian en suggère la possibilité. Il persiste la base d'une crête postérieure aiguë. Les trois prémolaires biradiculées semblent être des dents inférieures. Leur absence complète de molarisation semblerait indiquer qu'il s'agit de prémolaires antérieures, i.e., une P/2 et les 2 P/3 (chez *Kochictis*, *Paroxyclaenus*, *Kopidodon* et *Pugiodens*, même P/3 possède un talonide distinct et au moins la trace d'un métacône). Sur P/2, se trouve, postéro-lingualement une très légère indication de talonide ; les racines de la dent divergent largement<sup>1</sup>. P/3 lui est semblable, bien que plus renflée ; postérieurement une faible crête délimite la cuvette à peine creusée du talonide. P/4 et M/1 restent inconnus, en supposant que les autres dents aient été correctement identifiées. Parmi les molaires inférieures présentes, les plus grandes semblent être des M/2 ; les 2 autres en effet seraient des M/3, dent identifiable avec une certitude relative ; de plus une M/1 ne présenterait probablement pas ce rapprochement étroit du

1. Une divergence importante, bien que moindre, est discernable sur la radiographie donnée par MATTHES (1952, fig. 69) de la P/2 de *Pugiodens*.



a



b

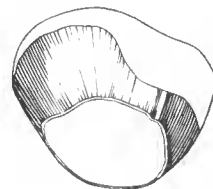


FIG. 2. — *Spaniella carezi*.

a) denture inférieure gauche avec la canine, P/3, M/2 — M/3 ; b) denture inférieure droite avec la canine, P/2 — P/3, M/2 — M/3. Vues occlusales.  $\times 5$ .

paraconide et du métaconide (ni sa situation immédiatement antérieure par rapport à celui-ci), et le trigonide y serait plus haut. Sur la M/2 donc, le trigonide, étroit antéro-postérieurement, est disposé transversalement ; le tubercule le plus haut, le protoconide, est relié par des crêtes émoussées au métaconide et au paraconide. A la base du protoconide et sur sa face antérieure se trouve un court bourrelet, le seul existant sur la dent. Le talonide est bien creusé et limité lingualement par un entoconide en crête, légèrement plus élevé que l'hypoconide ; celui-ci constitue le seul vrai tubercule du talonide ; cinq cuspules mal définies sont disposés sur la crête linguo-postérieure, mais on ne peut y distinguer nettement l'entoconide ou l'hypoconulide. La crête oblique est courte et atteint le trigonide derrière la partie médiale du protoconide. La M/3 droite est moins usée que la gauche, toutes deux étant beaucoup plus petites que les dents identifiées comme M/2, et présentant un contour horizontal ovale. Le trigonide y est dirigé transversalement et excavé ; le protoconide et le métaconide sont subégaux, tandis que le paraconide est petit, bas situé et décalé vers le milieu de la dent. Ici encore, des crêtes émoussées relient

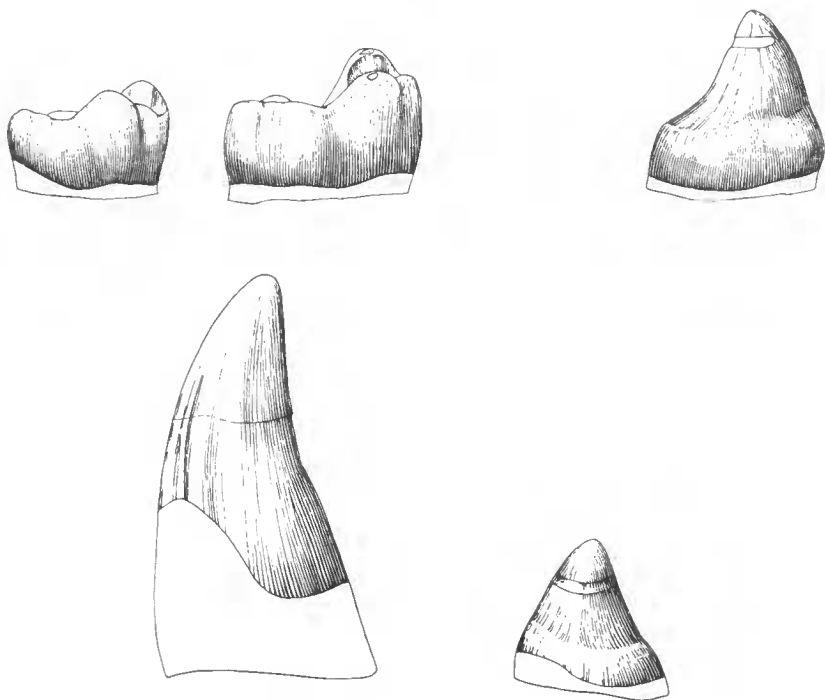


FIG. 3 (en haut). — *Spaniella carezi* : P/3, M/2 — M/3 inférieures gauches. Vue linguale.  $\times 5$ .  
FIG. 4 (en bas). — *Spaniella carezi* : Canine et P/2 inférieures droites. Vue linguale.  $\times 5$ .

le protoconide au métaconide d'une part, au paraconide d'autre part. Le talonide est court et pourvu d'un seul tubercule, l'hypoconide<sup>1</sup>.

En ce qui concerne les dents supérieures, un élément, petit, conique, uniradiculé, représente peut-être une P1/ droite ; la plus grande partie de sa couronne manque. Deux molaires complètes sont conservées, l'une identifiable avec une certitude relative comme M3/ supérieure droite, et l'autre considérée comme M2/ supérieure plutôt que comme M1/ surtout en raison de la non-obliquité du bord labial, et de la quasi-égalité des deux lobes situés labialement par rapport aux para- et métacones. Cette dent présente un contour horizontal plutôt rectangulaire : elle est allongée transversalement, étroite antéro-postérieurement, mais non pas à un degré extrême. L'hypocone manque complètement ; le protocone, situé près de l'angle antéro-lingual de la dent, est plus élevé que le métacone, mais moins que le paracone. Il n'y a pas de bourrelet lingual ; les seuls bourrelets présents bordent le côté labial de la dent et le côté antérieur du paracone. Celui-ci et le métacone sont largement séparés l'un de l'autre ; tous les deux sont éloignés du bord labial par une sorte de méplat légèrement plus large au niveau du métacone ; leurs sommets sont unis par une crête. Les conules sont petits, surtout le métaconule. Il n'y a pas de styles, bien que le bourrelet labial se renfle en face de l'angle antérieur du métacone. M3/ est beaucoup plus petite que M2/. Le protocone y est représenté par un cuspule situé antéro-lingualement sur la crête qui entoure le trigone. Le paracone y est plus haut et plus volumineux que le métacone, lui-même n'étant pas excessivement réduit. Comme sur M2/ les bourrelets ornent la face labiale de la dent et le côté antérieur du paracone. Un lobe assez saillant débordant labialement le paracone. L'occlusion est satisfaisante entre la M3/ supérieure et la M3/ inférieure droites, bien que celle-ci semble plus usée. Une dent supérieure très incomplète représente peut-être une M1/ supérieure ; seule la partie linguale de la couronne en est conservée, avec le protocone et une partie du paraconule ; l'un et l'autre sont bien usés ; aucun bourrelet n'est indiqué. Si l'on en juge d'après le diamètre antéro-postérieur de ce fragment, il semblerait que M1/ ait été considérablement plus étroite et plus allongée transversalement que M2/ supérieure. On a signalé la même tendance sur les M1/ et M2/ de *Russellites*.

La diagnose des Paroxyelaenidae donnée par Van Valen comportait les caractères suivants (ceux qui ne s'appliquent pas à *Spaniella* sont mis entre crochets) :

Mammifères placentaires modérément petits, pourvus de molaires supérieures à couronne basse, relativement allongées dans le sens transversal ; hypocone absent, et bourrelets cingulaires faibles ou absents aux molaires supérieures ; ni styles ni cuspidés stylaires ; paracone et métacone bien séparés ; « centrocrista » (c'est-à-dire la crête unissant les sommets des paracone et métacone) relativement élevée ; méplat styloire modère-

1. Il pourrait être intéressant de signaler l'aspect miacide des M2/ et M3/ inférieures (dans la mesure où la première n'est pas en fait un M1/) mais ceci n'est plus vrai pour l'ensemble de la denture tel qu'il nous est actuellement connu.



ment large ; pointe du protocône située sur le tiers lingual de la dent ; présence d'une grande canine tranchante ; molaires de taille décroissante de M1 à M3 en bas comme en haut ; [P4/ possède un large protocône recourbé sur la moitié linguale de la dent ; P3/ plus haut que P4/ ; P3-P4/, au moins, relativement massives].

La décroissance de taille des molaires n'est évidemment valable, chez *Spaniella*, que pour M2 et M3, la taille de M1 étant inconnue ; autrement cette diagnose s'applique bien à notre forme. En outre, au moins chez *Paroxyclaenus*, *Kochictis*, *Kopidodon* et *Pugiodens*, le talonide des molaires inférieurs est de largeur égale ou peu inférieure à celle du trigonide, celui-ci restant de hauteur modérée ; il en est de même chez *Spaniella*.

COMPARAISON. — On s'attendrait à ce que *Spaniella* ressemble surtout à ses voisins les plus proches dans le temps et dans l'espace — *Kopidodon*, *Pugiodens* et *Russellites*. En ce qui concerne *Russellites*, on n'en connaît que deux molaires supérieures, M1/ et M2/. D'après les dessins de Van VALEN (1965, fig. 2 et 3) la M2/ ressemble bien à celle de *Spaniella*, mais sous une forme plus simple ; par exemple, il n'y a pas de conules, le métacône est plus aigu et relativement plus petit, le bord labial est indenté plus en arrière, le côté lingual de la dent est plus étroit d'avant en arrière. Puisque la comparaison entre les 2 formes doit se limiter à une seule dent (M2/), il est impossible de formuler une opinion solide sur leur affinité. Cependant leur différence d'âge (probablement légère, il est vrai) combinée avec des caractéristiques telle que la position antérieure, sur la M2/ de *Spaniella*, de l'indentation labiale, la forme bulbeuse du métacône, et surtout l'aspect trapu de la dent, semblent bien témoigner d'une différence de valeur générique. La M2/ de *Russellites* n'en est pas moins proche de celle de *Spaniella* ; elle représenterait une étape morphologique intermédiaire entre *Spaniella* et *Pugiodens*.

Chez *Pugiodens* en effet, la M2/ est très allongée transversalement<sup>1</sup>, parce que tout particulièrement étroite lingualement. L'usure en a détruit de nombreux détails ; l'indentation labiale, cependant, se trouve au même niveau que sur la M2/ de *Spaniella*. Le bourrelet du paracône, présent à la fois chez *Spaniella* et *Russellites*, manque sur la même dent de *Pugiodens*. En ce qui concerne le reste de la denture et d'après le dessin de M3/ donné par Van VALEN, les rapports de taille de cette dent et de M2/ sont voisins chez *Pugiodens* et *Spaniella*. Le contour de M3/ est lui aussi voisin dans les deux genres ; cependant, M3/ de *Pugiodens* est plus étroite antéro-postérieurement et, de l'angle antéro-labial, part vers l'avant une projection aiguë ; cette projection n'existe pas chez *Spaniella*. A la mâchoire inférieure, P/2 et P/3 sont plus molarisées que les mêmes dents de *Spaniella*. P/3, par exemple, porte un robuste métaconide et un talonide bien excavé. Sur le trigonide de M/2 le paraconide est plus éloigné

1. D'après les dessins de Van Valen, elle est plus allongée que la M/2 de *Russellites* ; mais cet auteur estime que ces deux formes sont étroitement apparentées.

du métaconide et situé plus bas sur la couronne. Il semble que le tubercule le plus élevé du talonide soit ici l'hypoconide ; chez *Spaniella*, *Paroxyclaenus* et probablement *Kopidodon*, c'est l'entoconide, d'ailleurs en forme de crête. Il existe un hypoconulide sur la M/2 de *Pugiodens*, alors qu'il semble manquer, d'une façon générale, sur la M/2 des autres membres du groupe (*Spaniella*, *Paroxyclaenus*, *Kochictis* ; il est petit chez *Kopidodon*). Le talonide est anguleux, et l'entoconide y est distinct et pointu ; en effet il ne revêt pas ici la forme d'une crête comme chez *Spaniella*, *Paroxyclaenus*, *Kochictis* et *Kopidodon*. En outre, la crête oblique semble atteindre le trigonide plus lingualement que chez *Spaniella* (et *Paroxyclaenus*, *Kopidodon* et *Kochictis*). Il en résulte que les différences concernant les molaires inférieures sont assez importantes. De plus, la longueur antéro-postérieure des alvéoles de M/3 est égale à la longueur de la couronne de M/2 ; il s'ensuit que la couronne de M/3 était probablement plus longue que celle de M/2. Ceci contredit la diagnose du groupe et laisse quelque doute sur la validité de la synonymie *Vulpavoides* (un crâne) = *Pugiodens* (une mâchoire inférieure).

Les illustrations que donne WEITZEL (1933) de *Kopidodon* où les mâchoires inférieure et supérieure sont encore en semi-occlusion, laissent beaucoup à désirer. Cependant, l'étude du genre a été reprise par H. TOBIEN ; il faut attendre la publication de son travail avant de pouvoir entreprendre une comparaison fructueuse. Toutefois, on peut déjà signaler que le paraconide de M/2 et M/3 au moins (M/1 étant abîmée) est très réduit ou absent, par opposition à ce qu'il est chez les autres membres du groupe, *Spaniella* compris.

*Paroxyclaenus* diffère de *Spaniella* en ce que sa M2/ est plus allongée transversalement et présente un bord labial oblique ; son bourrelet externe est faible et il n'y a pas d'indentation labiale ; enfin la cuvette du trigone est plus profonde et le paraconule est situé plus lingualement que le métaconule. La M3/ de *Paroxyclaenus* est moins trapue que la même dent de *Spaniella* ; son métacône est à peine discernable, tandis qu'il est fort sur la M3/ de *Spaniella*. La P/3 inférieure de *Paroxyclaenus* est plus molariforme que celle de *Spaniella*, et la M/3 est plus petite relativement à M/2.

Le membre le plus récent du groupe tel que conçu par VAN VALEN est *Kochictis*<sup>1</sup>. Les dessins originaux donnent l'espoir que, comme dans le cas de *Kopidodon*, on pourrait éventuellement tirer davantage de détails des spécimens. Mais on ne connaît ni les M2/-M3/ supérieures ni la M/3 inférieure. Le dessin de M/2 inférieure est très différent sur l'une et l'autre vue latérale données par KRETZOI. Il semble que les P/2 et P/3 inférieures soient courtes et quelques peu molariformes ; on décèle sur ces dessins l'indication d'un talonide.

1. Dans une lettre datée de Novembre 1965, le Dr. N. MÉSZÁROS (géologue possédant une expérience considérable sur les dépôts en question) remarqua que *Kochictis centenni* « provenait des couches de Cetățuia (couches à *Corbula*), au gisement d'Aghireș-Ticu (région de Cluj, Roumanie) et non pas des couches de Ticu (Forgácskúti), comme A. KOCH et KRETZOI l'avaient signalé. Les couches de Cetățuia correspondent à la base de l'Oligocène supérieur ».

*Dulcidon*, connue par une seule dent (probablement une M2/ supérieure) provenant de l'Éocène moyen du Pakistan, présente avec la M2/ de *Spaniella* une ressemblance d'ensemble. De nombreux détails diffèrent cependant ; la position du protocône, le fort développement des conules et de leurs crêtes, l'importance du développement cingulaire ; bien que le paraëône et le métaëône soient aussi placés lingualement, il ne semble pas y avoir de méplat labial entre leur base et le bord lab. al. Ces traits, joints à la position géographique de *Dulcidon*, rendent douteuse une étroite parenté entre les deux formes.

Les différences et ressemblances de *Spaniella* avec les autres membres du groupe se résument à ceci :

Il est difficile d'admettre une affinité entre *Spaniella* et *Kochictis* en raison de la position centrale du paraëonide sur les molaires inférieures de celui-ci, mais il faut avouer que l'on dispose de très peu d'éléments de comparaison. *Paroxyclaenus*, lui, présente une ressemblance considérable avec *Spaniella*, tout en représentant à maints égards une étape plus évoluée ; pourtant la position renversée des conules de M2/ constitue un obstacle à un rapport d'ancêtre à descendant. Bien que les figurations de *Kopidodon* dont on dispose ne soient pas très explicites, il semble que cette forme diffère de *Spaniella* particulièrement par la réduction du paraëonide et la situation antérieure de celui-ci sur M2/ ; de plus, en vue latérale, le trigonide de cette dent est plus élevé que chez *Spaniella*. Les molaires supérieures sont, il est vrai, très usées, plus spécialement M1/ ; pourtant M2/ et M3/ sont plus allongées transversalement et leurs para- et métaëône sont de forme moins bulbuse. En ce qui concerne *Pugiodens*, les molaires supérieures correspondant à celles de *Spaniella*, bien que fondamentalement semblables, semblent s'engager sur une voie un peu différente, ce qui se traduit par exemple par le plus grand développement du méplat labial, et par l'extrême étroitesse linguale ; il est enfin possible que, sur M2/, le paraëonule soit situé (comme chez *Paroxyclaenus*) plus lingualement. L'unique dent de *Russellites* que l'on puisse comparer à celles de *Spaniella* est très simple ; il est possible que sa morphologie dérive d'une forme voisine de *Spaniella*. En conclusion, ce sont *Paroxyclaenus*, *Pugiodens* et *Russellites* qui présentent la plus grande ressemblance avec *Spaniella*. Mais cette ressemblance est malheureusement fondée sur des séries dentaires incomplètes. Pour qu'une ou plusieurs lignées se dégagent nettement, il faudrait avoir une connaissance plus approfondie, en particulier des prémolaires. Il n'en reste pas moins que les dents de *Spaniella* que l'on possède semblent à certains égards plus primitives que celles des genres considérés ci-dessus.

AFFINITÉS DU GROUPE. — McKENNA (dans RUSSELL et McKENNA, 1961) vit dans *Paroxyclaenus* un Condylarthre hyopsodontide. Van VALEN (1966, bien qu'écrivit avant son article consacré aux Paroxyelaenidae, 1965) suggéra que le groupe dont *Paroxyclaenus* constitue le genre nominal mériterait un statut de sous-famille, au cas où l'on inclurait ce groupe dans les Hyopsodontidae. Mais son opinion la plus récente

est qu'il s'agit d'une famille<sup>1</sup> devant être rapportée aux Insectivora en dépit de leur aspect condylarthre. Cette attribution ordinale est basée sur l'idée que le groupe est issu d'une souche voisine du genre crétacé tardif, *Procerberus* (Leptictidae, Insectivora), et ce séparément (au moins à cette époque) des Hyopsodontidae. A cette affinité supposée avec les Insectivores on peut d'abord objecter qu'il s'écoula un temps assez considérable entre l'existence d'une forme crétacée à affinités leptictides et celle de genres éocènes moyen — oligocènes traités par Van VALEN ; aucun intermédiaire, ni morphologique ni chronologique, n'est connu. Même si la dérivation des Paroxyclaenidae à partir de formes voisines de *Procerberus* est théoriquement possible, il nous paraît plus indiqué de les faire dériver de la souche des premiers ongulés, d'ailleurs plus ressemblante. La similitude marquée des Paroxyclaenidae avec *Protungulatum* du Crétacé tardif (considéré comme un arctocyonide primitif et, en outre, proche des ancêtres de plusieurs groupes de Condylarthres) et avec des genres de Condylarthres primitifs tels que *Promioclænus* et *Ellipsodon* (actuellement classés dans les Hyopsodontidés mioclæenines), cette double similitude donc rend leur origine à partir de cette souche ongulée plus vraisemblable que Van VALEN ne voudrait le faire croire. Il est évidemment possible de considérer les ressemblances unissant les Hyopsodontidae et les Paroxyclaenidae comme une simple convergence. Ce point de vue, tout en étant défendable, ne peut être prouvé dans l'état actuel des choses, c'est-à-dire, en l'absence de Paroxyclaenidae paléocènes. Comme le montrera la comparaison, les Paroxyclaenidae ressemblent davantage à *Promioclænus* et *Ellipsodon* qu'à *Protungulatum* (ou *Procerberus*). Or pour faire dériver *Promioclænus* et *Ellipsodon* directement de *Protungulatum*, il faut faire intervenir une évolution rapide, tant les différences entre eux sont grandes. Cependant, Van VALEN (comm. pers., 1966) remarque que certaines dents inférieures de *Promioclænus* ne peuvent pratiquement être distinguées de celles d'une espèce inédite de *Protungulatum* du Paléocène ancien, ce qui pourrait impliquer qu'une telle dérivation n'est pas impossible. S'il en est ainsi, cette dérivation serait instructive en ce qu'elle donnerait une idée des possibilités évolutives de ce groupe, considéré ici comme relié aux Paroxyclaenidae.

En discutant l'origine des Paroxyclaenidæ, Van VALEN fit une comparaison détaillée entre eux et, d'une part *Procerberus*, d'autre part les Hyopsodontidae<sup>2</sup>. Or, pour la plupart des caractères considérés, les Paroxyclaenidae seraient aussi proches des Hyopsodontidae que de *Procerberus*, contrairement à l'opinion de Van VALEN. Inversement quelques remarques peuvent être ajoutées qui atténuent ses arguments en faveur de *Procerberus* : en ce qui concerne les canines, elles n'ont été décrites

1. On peut avancer des arguments, aussi bien en faveur du maintien du statut familial des Paroxyclaenidae (parmi les Condylarthres, pourtant) qu'en faveur de leur classement dans les Hyopsodontidae en tant que sous-famille. Il faut attendre la révision taxonomique de ce groupe, qu'effectue actuellement Van VALEN et qui se base sur de nouvelles théories concernant les affinités des premiers Condylarthres, avant de prendre une décision.

2. Dans cette discussion l'auteur ne parle que des Hyopsodontidae en général, sans distinction des Mioclæeninae et Hyopsodontinae. La raison, explique-t-il (comm. pers., 1966), est qu'il ne croit pas à la validité de cette distinction telle qu'elle est actuellement conçue.

ni chez *Procerberus* ni chez *Protungulatum* ; mais si c'est d'une forme voisine de ce dernier que les Hyopsodontidae (avec leur petites canines), les Arctocyonidae et les Paroxyclaenidae (tous les deux à grandes canines) descendaient tous, alors la taille des canines est de peu d'importance.

Si *Promioclænus* dérive d'une forme proche de *Protungulatum*, dans ce cas l'évolution des prémolaires inférieures a consisté en une réduction du métaconide et du paraconide, jointe au creusement du talonide. *Spaniella* montre une grande ressemblance avec *Promioclænus* en ce qui concerne les prémolaires, si ce n'est que cette réduction a été poussée plus loin et a porté en plus sur le talonide. D'autres Paroxyclaenidae (*Paroxyclaenus*, *Pugiodens*, *Kopidodon*) tendent à garder la métaconide et, quelquefois, le paraconide. Ceci indiquerait que, au moins pour les prémolaires inférieures, *Spaniella* est une forme non pas primitive, mais spécialisée du groupe. Mais puisqu'il s'agit d'un paroxyclaénide, sa ressemblance à cet égard avec *Promioclænus* donne du poids à l'idée que les Paroxyclaenidae et les Hyopsodontidae sont affines.

Aux molaires inférieures les trigonides de *Procerberus* sont notablement élevés et ont pris l'aspect tranchant qu'ils ont chez les Insectivores. Chez *Protungulatum* ils sont plus bas et les tubercules sont plus renflés, comme d'ailleurs chez *Promioclænus* et *Ellipsodon*, aussi bien que chez les Paroxyclaenidae. La position élevée du paraconide de *Spaniella* (M/2-M/3) et sa proximité par rapport au métaconide rappellent de près la condition de *Promioclænus* (cfr. *Promioclænus acolytus*, dans Wilson 1956). Son paraconide diffère légèrement de celui de *Pugiodens*, de *Kopidodon* (bas situé et assez nettement séparé du métaconide) et de *Kochictis* (où il occupe sur la dent une position médiane), ce qui constitue un autre argument en faveur d'une affinité étroite entre *Spaniella* et *Promioclænus*, et en même temps l'éloigne un peu des autres Paroxyclaenidae. Les hypoconulides sont petits ou absents chez *Promioclænus*, *Ellipsodon*, *Oxyacodon*, *Protungulatum* et les Paroxyclaenidae ; ils sont forts et pointus chez *Procerberus*.

Le caractère de décroissance de taille de M/1 à M/3, que l'on trouve chez les Paroxyclaenidae, n'existe ni chez *Procerberus* ni chez *Protungulatum* ; M/1 et M/2 sont de taille subégale dans le premier et M/3 n'y est qu'à peine plus petite que M/1 ; chez le second les proportions sont même inversées, M/3 étant la plus longue. Il existe, cependant, des espèces de *Promioclænus* où M/1 et M/2 sont aussi subégales, M/3 n'y étant que légèrement plus petite, et même des espèces où M/1 est la plus grande (cfr. MATTHEW, 1897, fig. 15, p. 315). Si ceci peut se produire chez *Promioclænus*, il doit en être de même chez les Paroxyclaenidae.

VAN VALEN souligne la ressemblance existant entre les P3/ et les P4/ supérieures de *Pugiodens* et *Procerberus*, et écrit que l'état de leur morphologie, plus vraisemblablement primitif qu'évolué, jette un doute sur la signification phylogénique de la similitude des P4/ de *Paroxyclaenus* et des Hyopsodontidae. Mais les mêmes dents chez *Kochictis* et chez *Kopidodon* (et d'ailleurs *Paroxyclaenus*) seuls autres genres où ces dents sont connues, ne suggèrent pas tellement une origine à partir de *Procerberus*. VAN VALEN remarque d'autre part que la P/4 inférieure des Paroxy-

claeenidae peut théoriquement provenir de différents groupes, y compris des Hyopsodontidae et *Procerberus*. Encore une fois il semblerait raisonnable de voir, dans la forme renflée, à aspect condylarthre de la couronne, une parenté avec un ancêtre tel que *Protungulatum*. L'absence, chez *Spaniella*, des P<sub>4</sub>, est particulièrement regrettable.

Pour les molaires supérieures, la situation et le développement relatif des conules, chez *Procerberus* et chez *Protungulatum*, semblent ne pas avoir de signification phylogénique importante. Les hyopsodontides en général ont des conules bien différenciés et pourvus d'une crête antérieure et postérieure ; toutefois chez les genres anciens *Promioclaenus* et *Ellipsodon*, les conules sont petits et rappellent ceux de la plupart des Paroxyclaenidae.

Il n'y a de bourrelet cingulaire lingual ni chez *Spaniella*, ni chez *Paroxyclaenus*, *Pugiodens*, *Russellites* ni *Kopidodon* ; par conséquent, d'après ce caractère, il n'y a pas plus de raison de les faire dériver d'une source représentée par *Procerberus* que de celle représentée par *Protungulatum* ; parmi les deux paroxyclaenides où ce bourrelet cingulaire est connu (*Dulcidon* et *Kochictis*) sa morphologie n'apporte rien de précis du point de vue évolutif.

La présence d'un large méplat labial aux molaires supérieures est une caractéristique des Paroxyclaenidae qui rappellerait la condition de *Procerberus*. Cependant, dans les deux cas, il existe une différence de base dans la nature de ce méplat : chez *Procerberus*, il garde la même largeur et la même concavité sur tout le côté labial ; une situation très voisine se retrouve, par exemple, sur la M<sub>2</sub>/ supérieure de quelques miacidés. Chez les Paroxyclaenidae ce méplat n'est, partiellement au moins, qu'une illusion due à la position linguale du paracône et du métacône ; la situation est particulièrement bien illustrée chez *Spaniella* où elle représente probablement une condition primitive. Là, le méplat labial concave ne couvre que la longueur du métacône, tandis que, vers l'avant, la convexité du paracône s'étend jusqu'au bourrelet labial. C'est une condition semblable qu'on rencontre chez *Pugiodens*, probablement chez *Russellites* (si l'on en croit son affinité avec *Pugiodens*, car le caractère n'est pas très bien illustré sur la figure), apparemment aussi chez *Dulcidon*, et sur la M<sub>1</sub>/ de *Paroxyclaenus* (d'ailleurs aussi sur la M<sub>2</sub>/ de *Protungulatum*). Chez *Promioclaenus* et *Ellipsodon*, le méplat postéro-labial a disparu.

Van VALEN a remarqué que les molaires supérieures présentent un développement transversal presque aussi important chez *Procerberus* et les Paroxyclaenidae. On pourrait en dire autant de celles de *Protungulatum*. C'est chez *Pugiodens* que la M<sub>2</sub>/ est la plus allongée transversalement (relativement à la largeur au niveau de l'ectolophe) ; *Protungulatum* suit de très près, puis viennent *Procerberus* et *Paroxyclaenus*, enfin *Russellites* et *Dulcidon*. C'est chez *Spaniella* et *Kopidodon* (ces mesures ne sont pas disponibles chez *Kochictis*) que l'allongement est le moindre. Toutefois cette proportion, naturellement, ne traduit pas le degré d'étroitesse linguale, jamais inférieur à celui de *Procerberus*. *Pugiodens* se rapproche le plus, à cet égard, de *Procerberus*, suivi de près par *Russellites*

et *Paroxyclaenus*. La M2/ de *Spaniella* est plus large, lingualement, d'où l'impression qu'elle n'est pas plus allongée transversalement que certaines des dents supérieures de *Promioclænus* et *Ellipsodon*. Ici encore, si l'on admet que les hyopsodontides dérivent d'une forme comme *Protungulatum*, ce sont eux qui ont beaucoup évolué à cet égard, et non pas les Paroxyclaenidae. On connaît plusieurs spécimens d'*Ellipsodon* qui présentent quelque degré d'allongement transversal, rappelant ainsi la condition primitive gardée par les Paroxyclaenidae.

Alors que la plupart des caractères cités ci-dessus impliquent pour les paroxyclaenides une origine à partir d'une souche représentée par *Protungulatum*, plutôt que par *Procerberus*, la position linguale du protocône des même paroxyclaenides est difficile à concilier avec la condition connue chez *Protungulatum*. Si donc *Procerberus* semble devoir être écarté de la lignée directe conduisant aux Paroxyclaenidae, *Protungulatum* ne semblerait pas davantage pouvoir y être placé, en raison de ce caractère qui évoque plutôt une affinité anisonchine ou hyopsodontide. Cependant si, comme le pensent SLOAN et VAN VALEN (1965), *Protungulatum* se situe au voisinage de la souche des Arctocyonidae (et même en fait partie), la position linguale du protocône ne constitue plus nécessairement un obstacle à son affinité avec les Paroxyclaenidae ; le protocône se situe souvent très loin lingualement chez les arctocyonides.

En résumé, les caractères présentés d'une part par la forme crétacée *Protungulatum*, et d'autre part par les Condylarthres *Promioclænus*, *Ellipsodon* et *Oxyacodon*, ainsi que par l'arctocyonide *Oxyclaenus*, tous du Paléocène ancien, suggèrent pour ces formes et les Paroxyclaenidae la possibilité d'une origine commune. Les ressemblances avec l'Insectivore *Procerberus* ne sont pas aussi convaincantes. Cependant, la question de savoir si les Paroxyclaenidae dérivent d'un ancêtre voisin de *Procerberus*, ou d'un ancêtre voisin de *Protungulatum* ne doit pas être considérée comme close ; en fait, d'autres genres crétacés encore inédits détiennent peut-être la clef du problème. Dire par conséquent, en se basant sur une origine crétacée aussi lointaine et incertaine, que les Paroxyclaenidae peuvent être soit des Insectivores, soit des Condylarthres, n'est rien de plus qu'une hypothèse. Mais nous pensons que la morphologie des paroxyclaenidés actuellement connus est celle de Condylarthres.

### Summary.

A new genus and species of Condylarthra (Mammalia) from a late early Eocene level at Montllobar, Spain, is described. It is regarded as the oldest member of the Paroxyclaenidae, closely related to the Hyopsodontidae. The affinities and origin of the group are discussed.

### Résumé.

Cet article décrit un nouveau genre et une nouvelle espèce de *Condylarthra* (Mammalia) provenant de Montllobar (Espagne), et d'un niveau éocène inférieur tardif. Cette forme représente le membre le plus ancien de la famille des Paroxyclaenidae, et se rattache de près aux Hyposodontidae. Les affinités et l'origine du groupe sont ensuite discutés.

### BIBLIOGRAPHIE

- CRUSAFONT PAIRÓ, M., 1956. — Otro nuevo Condilartro del Luteciense Pirenaico. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, **75**, pp. 42-47.
- 1957. — Adición a los mamíferos fósiles del Luteciense de Montllobar (Trempl). *Curs. y Conf. Inst. Lucas Mallada*, Fasc. 4, pp. 71-73.
- 1961. — Traits endémiques des faunes mammaliennes du Lutétien d'Espagne. *Symp. sur les Mammifères primitives; Internatl. Coll. Evol. Mammals, Kon. Vlaamse Acad.*, pp. 201-204.
- 1962. — Naissance et mort des phyla en Espagne (Mammalia). *Coll. Internatl., C.N.R.S.*, n° 104, pp. 399-408.
- 1967. — Sur quelques Prosimiens de l'Éocène de la zone préaxiale pyrénéenne et un essai provisoire de réclassification. *Coll. Internatl., C.N.R.S.*, n° 163, sous presse.
- et J. ROSSELLI, 1966. — Primera datación de los tramos superiores del Eoceno continental de la Cuenca de Ager (Provincia de Lérida). *Not. y Com. Inst. Geol. y Minero de España*, n° 83, pp. 79-92.
- et J. TRUYOLS, 1964. — Les Mammifères fossiles dans la stratigraphie du Paléogène continental du bassin de l'Ebre (Espagne). *Coll. sur le Paléogène; Mém. B.R.G.M.*, n° 28, **2**, pp. 735-740.
- , J. L. HARTENRERGER et L. THALER, 1963. — Sur les nouveaux restes des Mammifères du gisement éocène supérieur de Sosis, au nord de Trempl (Lérida, Espagne). *C. R. Acad. Sc.*, t. **257**, pp. 3014-3017.
- et J. F. VILLALTA, 1954. — « *Almogaver* », un nuevo primate del eoceno pirenaico. *Est. Geol. Inst. Invest.*, **10**, n° 22, pp. 165-176.
- , — 1955. — Sobre la verdadera situación sistemática del género *Almogaver*. *Ibid.*, **11**, n° 26, pp. 223-229.
- , — et J. TRUYOLS, 1954. — Caractéristiques de l'Éocène continental au bassin de Trempl (Lérida, Espagne). *C. R. Soc. Géol. Fr.*, Fase. **13**, pp. 303-304.
- , — 1956. — Caracterización del Eoceno continental en la Cuenca de Trempl y edad de la orogénesis pirenaica. *Actes II Congr. Int. Étud. Pyrén. Luchon-Pau*, **2**, pp. 39-53.
- KRETZOI, M., 1943. — *Kochictis centenii* n. g. n. sp., ein alttertümlicher Creodonte aus dem Oberoligozän Siebenbürgens. *Földtani Közlöny*, **73**, pp. 190-195.



- MATTHES, H. W., 1952. — Die Creodontier aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Hallesches Jahrb. Mitteldeutsche Erdgesch.*, **1**, pp. 201-240.
- MATTHEW, W. D., 1897. — A revision of the Puerco fauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **9**, art. 22, pp. 259-323.
- OSBORN, H. F. et C. EARLE, 1895. — Fossil mammals of the Puerco beds. Collection of 1892. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **7**, pp. 1-70.
- RUSSELL, D. E., et M. C. MCKENNA, 1961. — Étude de *Paroxyclaenus*, Mammifère des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 7<sup>e</sup> sér., **3**, pp. 274-282.
- SLOAN, R. E. et L. VAN VALEN, 1965. — Cretaceous mammals from Montana. *Science*, **148**, pp. 220-227.
- THALER, L., 1966. — Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, n. s., sér. C, **17**, pp. 1-295.
- VAN VALEN, L., 1965. — Paroxyclaenidae, an extinct family of Eurasian mammals. *Jour. Mammal.*, **46**, pp. 388-397.
- 1966. — Deltatheridia, a new order mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **132**, pp. 1-126.
- WEITZEL, K., 1933. — *Kopidodon macrognathus* Wittich, ein Raubtier aus dem Mitteleozän von Messel. *Notizbl. Ver. Erdk. Hessischen Geol. Landesanst. Darmstadt*, **5**, pp. 81-88.
- WILSON, R. W., 1956. — The Condylarth Genus *Ellipsodon*. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist.*, **9**, n° 5, pp. 105-116.